Russian Entomol. J. 14(1): 15–20

Эндоскелет грудных сегментов личинок жуков-огнецветок (Coleoptera: Pyrochroidae)

Endoskeleton of thoracal segments of larvae of pyrochroid beetles (Coleoptera: Pyrochroidae)

А.А. Зайцев
A.A. Zaitzev

Московский государственный педагогический университет, кафедра зоологии и экологии, ул. Кибальчича, 6, корп. 5, Москва 129278, Россия.
Moscow State Pedagogical University, Department of Zoology and Ecology, Kibaltchicha str. 6, build. 5, Moscow 129278, Russia.

KEY WORDS: Coleoptera, Pyrochroidae, endoskeleton, larvae.
КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: Coleoptera, Pyrochroidae, эндоскелет, личинки.

ABSTRACT. The structure of endoskeleton on larval stages of 4 genus of Pyrochroidae (*Pogonocerus, Pseudodendroides, Schizotus, Pseudopyrochroa*) is described. These results are compared with other families, which have similar habitus and life style: *Boros schneideri* Pz. (Boridae), *Cucujus haematodes* Er. (Cucujidae) and *Pytho depressus* L. (Pythidae). The possibility of using endoskeleton features in Coleoptera systematics is discussed.

РЕЗЮМЕ. Описана структура эндоскелета грудных сегментов личинок 4 родов жуков-огнецветок (*Pogonocerus, Pseudodendroides, Schizotus, Pseudopyrochroa*); проведено сравнение с представителями других семейств, имеющих сходный габитус и условия обитания: *Boros schneideri* Pz. (Boridae), *Cucujus haematodes* Er. (Cucujidae) и *Pytho depressus* L. (Pythidae). Сделаны выводы о возможном использовании признаков эндоскелета при обсуждении систематического положения различных групп Coleoptera.

Ксилофильные личинки жуков к настоящему времени изучены достаточно хорошо. Описаны преимагинальные стадии многих видов, опубликованы определители личинок большинства семейств жесткокрылых-ксилобионтов [Данилевский, 1985; Мамаев, Кривошеина, Потоцкая, 1977; Viedma, 1967]. Адаптивные особенности внешней морфологии личинок многих ксилобионтов охарактеризованы в ряде работ [Мамаев, 1960, 1973, 1984 и др.; Мамаев, Данилевский, 1975; Никитский, 1976]. Внутреннее строение ксилофильных личинок остаётся слабо изученным. Так, имеются отдельные исследования, посвященных их анатомии, в частности строению пищеварительной системы [Данилевский, 1976, 1979]. В то же время эндоскелет ксилофильных личинок жуков практически не изучен. Учитывая, что к аподемам кутикулы прикрепляются мышцы, строение эндоскелета может отражать и адаптивные особенности личинок, и их родственные отношения. В литературе имеется очень мало сведений, касающихся особенностей строения эндоскелета личинок жуков разных семейств [Barlet, 1981, 1992; Grandi, 1966].

Целью настоящей работы является изучение морфологии эндоскелета личинок одного из характерных семейств ксилофильных жесткокрылых, а именно — Pyrochroidae. Были исследованы личинки 4 родов: *Pogonocerus* (*P. thoracicus*), *Pseudodendroides* sp., *Schizotus* (*S. pectinicornis*) и *Pseudopyrochroa* (*P. vestiflua*), развивающихся в подкорном пространстве мертвых древесных стволов. Для сравнения был исследован эндоскелет личинок *Boros schneideri* (Boridae), *Cucujus haematodes* (Cucujidae) *и Pytho depressus* (Pythidae), ведущих сходный образ жизни.

Материал и методы

Изучение структуры эндоскелета проводилось по препаратам, очищенным от мягких тканей раствором щёлочи. Для этого делался разрез на дорсальной стороне грудных сегментов, затем личинка помещалась в р-р NaOH до полного отделения мускулатуры и жирового тела от кутикулы. Следующим этапом было окрашивание покровов фуксином или раствором бриллиантового-зеленого для более четкого выявления различных элементов эндоскелета.

Материал хранится в коллекциях кафедры зоологии и экологии Московского педагогического государственного университета (МПГУ) и лаборатории экологии и морфологии ксилобионтов Института проблем экологии и эволюции (ИПЭЭ) РАН.

При описании структуры эндоскелета использовались термины и их сокращения, принятые в предшествующих публикациях [Grandi, 1966; Barlet, 1992]:

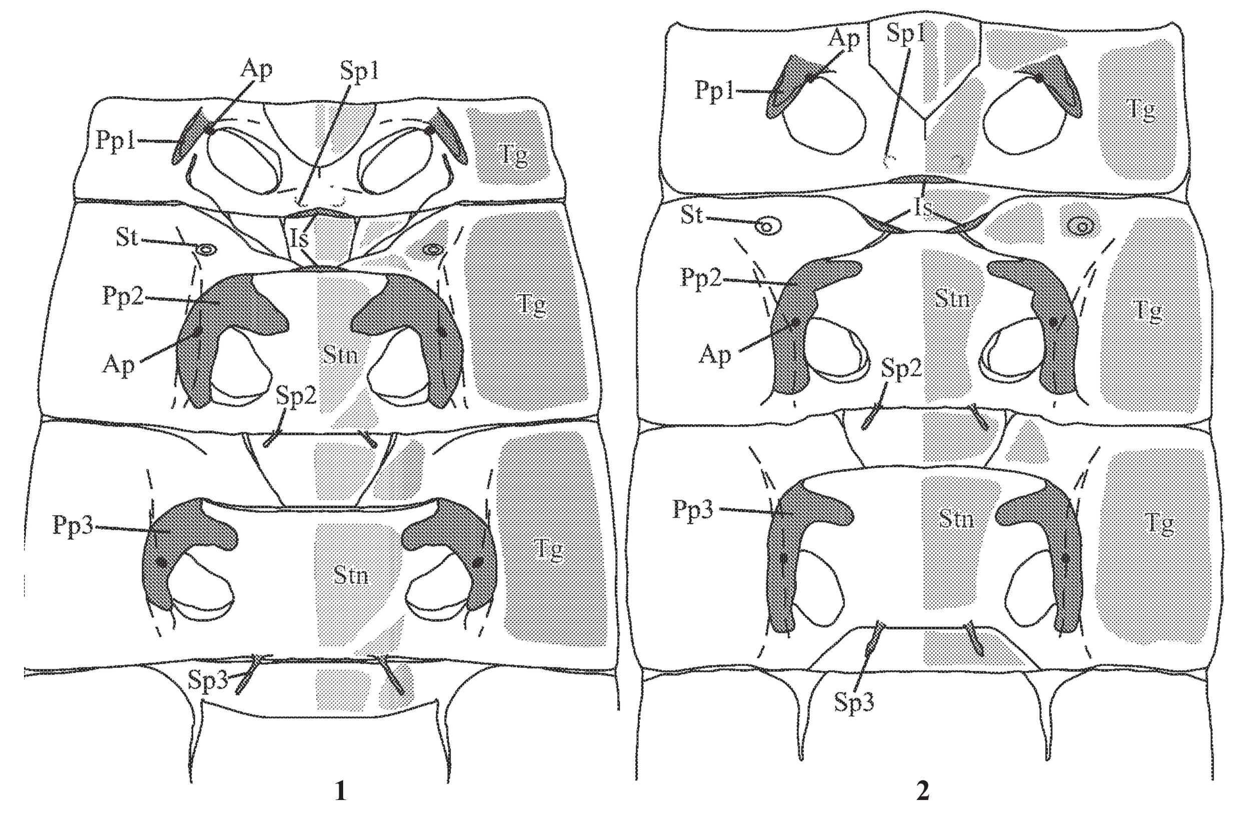


Рис. 1–2. Эндоскелет грудных сегментов: 1 — *Pogonocerus thoracicus* Fisch., 2 — *Pseudodendroides* sp. (пояснения в тексте).
Figs 1–2. Endoskeleton of thoracal segments: 1 — *Pogonocerus thoracicus* Fisch., 2 — *Pseudodendroides* sp. (comments in text).

Ap (apodema pleurale) — плевральная аподема;
Pp1–3 (processus pleurale) — плевральные отростки передне-, средне- и заднегруди;
Cd (condyle pedifere) — коксальный мыщелок;
Sp1–3 (spina) — аподемы заднего края передне-, средне- и заднегруди;
Is (apodema intersternale) — межсегментная стернальная аподема;
Me (metendosternite) — метэндостернит;
Sp (spiracle) — дыхальце;
Te (tergite) — тергит;
Stn (sternite) — стернит.

Эндоскелет грудных сегментов личинок Pyrochroidae

Pogonocerus thoracicus Fischer-Waldheim.

МАТЕРИАЛ. Три личинки последнего возраста: Кавказ, под корой пихты (ИПЭЭ).

ОПИСАНИЕ. **Переднегрудь.** Плевральный отросток расположен в передней части сегмента, удлиненный, его ширина в основании в 4 раза меньше длины, слабо сужающийся к вершине, с продольным желобом на внутренней стороне. Pp1 направлен назад и внутрь, вершина его слегка заходит за середину сегмента. От середины его основания отходит сильно склеротизованная плевральная аподема (ap), вершина которой образует мыщелок с тазиком (cd).

Вблизи заднего края сегмента располагается пара слабо заметных широких низких аподем (sp1), расстояние между которыми в 3 раза больше их ширины в основании. За ними расположена выраженная аподема в виде гребня (is), почти параллельного задней границе переднегруди.

Среднегрудь. Плевральный отросток намного шире и длиннее, чем на переднегруди; его основание расположено в средней части сегмента в связи с развитием дыхальца в передней. Широкий лопастевидный вырост передней части pp2 (ширина в основании равна длине) направлен медиально и отчасти прикрывает тазиковую впадину. Ap отходит от середины основания pp2. В терго-плевральной области сегмента расположена складка, частично сросшаяся с проксимальной частью основания pp2.

Аподемы заднего края среднегруди тонкие и длинные, их длина превосходит ширину в 4 раза. Расстояние между ними в 10 раз больше ширины их в основании. В передней трети среднегруди расположен выраженный гребень (is), параллельный её переднему краю.

Заднегрудь. Pp3 расположен в средней части сегмента, его основание примерно такой же длины и ширины, как у pp2, а его лопастевидный вырост менее широкий (ширина в основании немного меньше длины), также ориентирован медиально и прикрывает часть тазиковой впадины. Ap отходит от середины основания pp3. В терго-плевральной области заднегруди также расположена складка, прикрывающая проксимальную часть основания pp3.

Аподемы заднего края сегмента (sp3) такой же ширины, как, sp2, но в 1.5 раза длиннее. Их длина превосходит ширину более чем в 6 раз. Расстояние между ними в 15 раз больше ширины их в основании.

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ. По строению эндоскелета *Pogonocerus thoracicus* наиболее сходен с *Pseudodendroides* sp. (сужающиеся pp1, слабая склеротизация sp1, и сходные размеры sp2–sp3). Отличия между ними проявляются только в размере лопастевидного выроста pp2, который у *Pogonocerus* шире (примерно как у *Schizotus*), и в расположении межсегментных аподем — у *Pogonocerus* они непарные, а у *Pseudodendroides* проксимальные is — парные.

Pseudodendroides sp.

МАТЕРИАЛ. Две личинки последнего возраста: C. China, Shaanxi prov., Panda area, Foping Natur. Reserve. h-1800, 4–11.05.1999. leg V. Siniaev, A. Plutenko (МПГУ).

ОПИСАНИЕ. **Переднегрудь.** Pp1 удлиненный (ширина в основании в 4 раза меньше длины), немного суживающийся к вершине, с продольным желобом на внутренней поверхности, основание находится перед серединой сегмента. Pp1 ориентирован назад и внутрь, его вершина доходит до середины сегмента. Аподема, образующая мыщелок с тазиком, отходит от середины основания pp1.

Аподемы заднего края сегмента слабо склеротизованы, расстояние между ними примерно в 5 раз больше их ширины в основании. На нижней границе переднегруди хорошо заметна аподема в форме гребня.

Среднегрудь. Плевральный отросток среднегруди сильно отличается по размерам и форме от переднегрудного, он намного шире и длиннее и расположен в средней части сегмента. Лопастевидный вырост его передней части достаточно широкий (ширина в основании примерно в 1.3 раза меньше длины), ориентирован медиально и прикрывает часть тазиковой впадины. От середины основания pp2 отходит плевральная аподема. Складка, прикрывающая его проксимальную часть, имеется.

Sp2 длинные, ланцетовидные, их длина превосходит ширину более чем в 6 раз. Расстояние между sp2 в 12 раз больше ширины их в основании. Межсегментные аподемы в виде пары гребней хорошо заметны и направлены косо относительно верхней границы среднегруди.

Заднегрудь. Pp3, располагающийся в средней части сегмента, имеет основание такой же длины и ширины, как у pp2, его лопастевидный вырост немного уже. Ap отходит от середины основания pp3. Складка хорошо заметна.

Аподемы заднегруди (sp3) ланцетовидные, в 1,5 раза длиннее, чем sp2, но такой же ширины. Их длина превышает ширину в основании примерно в 8 раз. Расстояние между sp3 в 9 раз больше ширины их в основании.

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ. Как отмечено выше, эндоскелет грудных сегментов у *Pogonocerus* во многом сходен с *Pseudodendroides*. Однако косо ориентированные межсегментные аподемы передней границы среднегруди, имеющие форму гребня, сближают последнего с *Schizotus*. Но в целом, структура эндоскелета *Pseudodendroides*, намного ближе к *Pogonocerus*, чем к *Schizotus*.

Schizotus pectinicornis Lewis

МАТЕРИАЛ. 3 личинки последнего возраста: Волоколамский район, Синяя Роща, под корой березы, 15.06.2001, leg Зайцев А.А. (МПГУ)

ОПИСАНИЕ. **Переднегрудь.** Плевральный отросток расположен перед серединой сегмента, удлиненный и достаточно широкий (ширина в основании примерно в 3.5 раза меньше длины), не сужается к вершине, с продольным желобом на внутренней части. Pp1 направлен назад и внутрь, его вершина достигает середины переднегруди. От середины его основания отходит ap, вершина которой образует сочленение с тазиком.

Аподемы заднего края переднегруди хорошо заметны и сильно склеротизованы, ширина их в основании примерно в 1.5 раза больше длины. Расстояние между sp1 больше ширины в их основании в 3 раза. Около задней границы сегмента расположена пара выраженных межсегментных гребней (is), направленных косо к ней.

Среднегрудь. Pp2 широкий и длинный, располагается в средней части сегмента. Ширина лопастевидного выроста в основании равна длине, он направлен медиально и частично прикрывает тазиковую впадину. Ap отходит от середины основания pp2. Складка, прикрывающая часть основания pp2, широкая.

Sp2 у рассматриваемой личинки относительно короткие и массивные, ширина их примерно в 3 раза меньше длины. Расстояние между ними примерно в 12 раз превышает их ширину в основании.

Заднегрудь. Pp3 значительно короче pp2, его лопастевидный вырост в 1.5 раза уже, (ширина примерно в 1.5 раза меньше длины), ориентирован медиально. От середины основания pp3 отходит плевральная аподема. Складка отчетливо видна.

Sp3 примерно в 1.5 раза длиннее и тоньше, чем sp2, ширина их в основании меньше длины в 5 раз. Расстояние между ними в 15 раз больше их ширины.

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ. По строению эндоскелета личинка *Schizotus* сходна с *Pogonocerus* (практически одинаковые размеры лопастевидных выростов pp2 и pp3; с *Pseudodendroides* (наличие косо направленных межсегментных аподем — is), и с *Pseudopyrochroa* (по форме pp1 и сильно склеротизованной и крупной sp1).

Специфические черты эндоскелета *Schizotus* — относительно короткий плевральный отросток заднегруди (pp3) и короткие массивные sp2.

Pseudopyrochroa vestiflua Lewis

МАТЕРИАЛ. 2 личинки последнего возраста: Кунашир, Менделеево, под корой бархата, 22.06.1977. leg Потоцкая, det Медведев Л.Н. (ИПЭЭ)

ОПИСАНИЕ. **Переднегрудь.** Pp1 широкий (ширина в основании примерно в 3,5 раза меньше длины) и удлиненный, не суживающийся к вершине, с продольным желобом на внутренней поверхности. Располагается он на переднем крае сегмента, направлен назад и внутрь, вершина доходит до середины переднегруди.

Sp1 очень сильно склеротизованы, треугольной формы, сильно суженные к вершине. Ширина их в основании примерно равна длине. Расстояние между ними в 4 раза больше их ширины. На задней границе переднегруди расположена пара хорошо развитых is, в средней части врехнего гребня выражен сильно склеротизованный метэндостернит (me), имеющий овальную форму.

Среднегрудь. Pp2 намного длиннее и шире, чем pp1, основание расположено в средней части сегмента. Его лопастевидный вырост длинный, расширен в основании, затем сужается примерно в 2 раза. Ширина его в основании в 1.5 раза меньше длины. Складка,

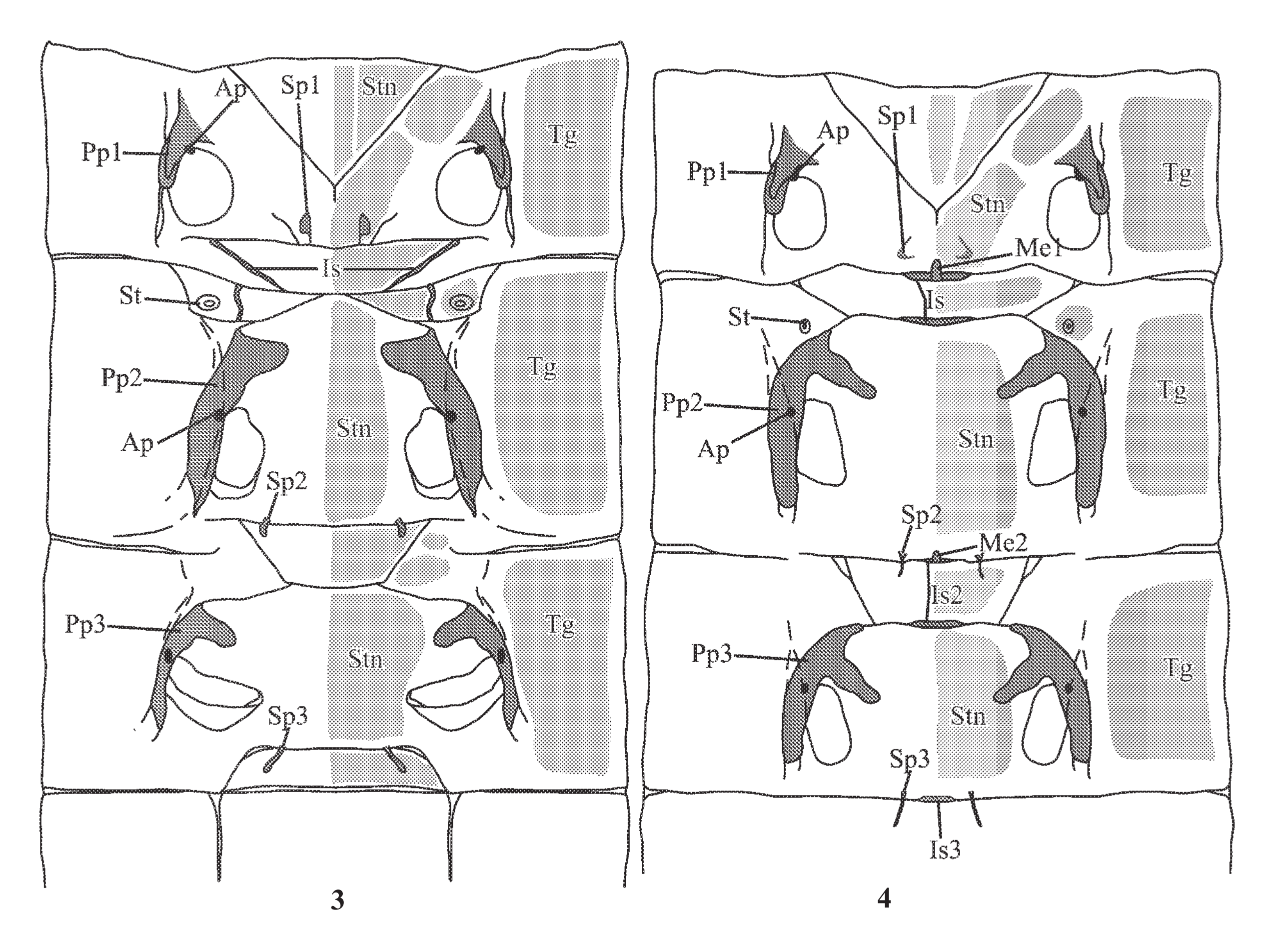


Рис. 3—4. Эндоскелет грудных сегментов: 3 — *Schizotus pectinicornis* Lewis., 4 — *Pseudopyrochroa vestiflua* Lewis. (пояснения в тексте).

Figs 3—4. Endoskeleton of thoracal segments: 3 — *Schizotus pectinicornis* Lewis., 4 — *Pseudopyrochroa vestiflua* Lewis. (comments in text).

расположенная около основания плеврального отростка, удлиненная и широкая.

Sp2 слабо заметные, очень узкие, ширина их в основании в 8 раз меньше длины. Расстояние между ними более чем в 10 раз превышает их ширину. На задней границе среднегруди хорошо выражена пара продольных межсегментных аподем в виде гребней, располагающихся параллельно ей. В районе средней части верхнего гребня расположен метэндостернит, меньших размеров, чем на переднегруди.

Заднегрудь. Плевральный отросток заднегруди такого же размера как pp2, его лопастевидный вырост немного короче, но не уже.

Аподемы заднего края сегмента (sp3) примерно в 1.5 раза длиннее и немного шире, чем sp2. Расстояние между sp3 в 10 раз больше ширины их в основании. На задней границе сегмента хорошо выражен продольный гребень (is), метэндостернит отсутствует.

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ. Ряд перечисленных особенностей (степень развития sp1–3, наличие метэндостернита, длина выростов pp2 и pp3, развитие межсегментных аподем на границах всех грудных сегментов) строения эндоскелета личинки *Pseudopyrochroa* указывают на значительную обособленность этого рода от других представителей *Pyrochroidae*. По степени склеротизации sp1 и форме pp1 личинки *Pseudopyrochroa* могут быть в какой-то степени сближены с *Schizotus*.

Обсуждение

Таким образом, для изученных личинок Pyrochroidae можно отметить следующие общие черты строения эндоскелета:

1. Плевральный отросток переднегруди удлиненный и широкий, слабо суживающийся к вершине, или имеющий одинаковую ширину по всей длине.

2. Плевральные отростки средне- и заднегруди намного длиннее и шире, чем pp1, с хорошо выраженными лопастевидными выростами.

3. На границах передне- и среднегруди (*Pogonocerus*, *Pseudodendroides* и *Schizotus*) или всех грудных сегментов (*Pseudopyrochroa*) расположены хорошо заметные продольные или косо направленные склеротизованные гребни (is).

4. Задний край всех грудных сегментов несет по паре аподем (sp1–3), которые всегда короче и шире на переднегруди, и становятся длиннее и тоньше на средне- и заднегруди.

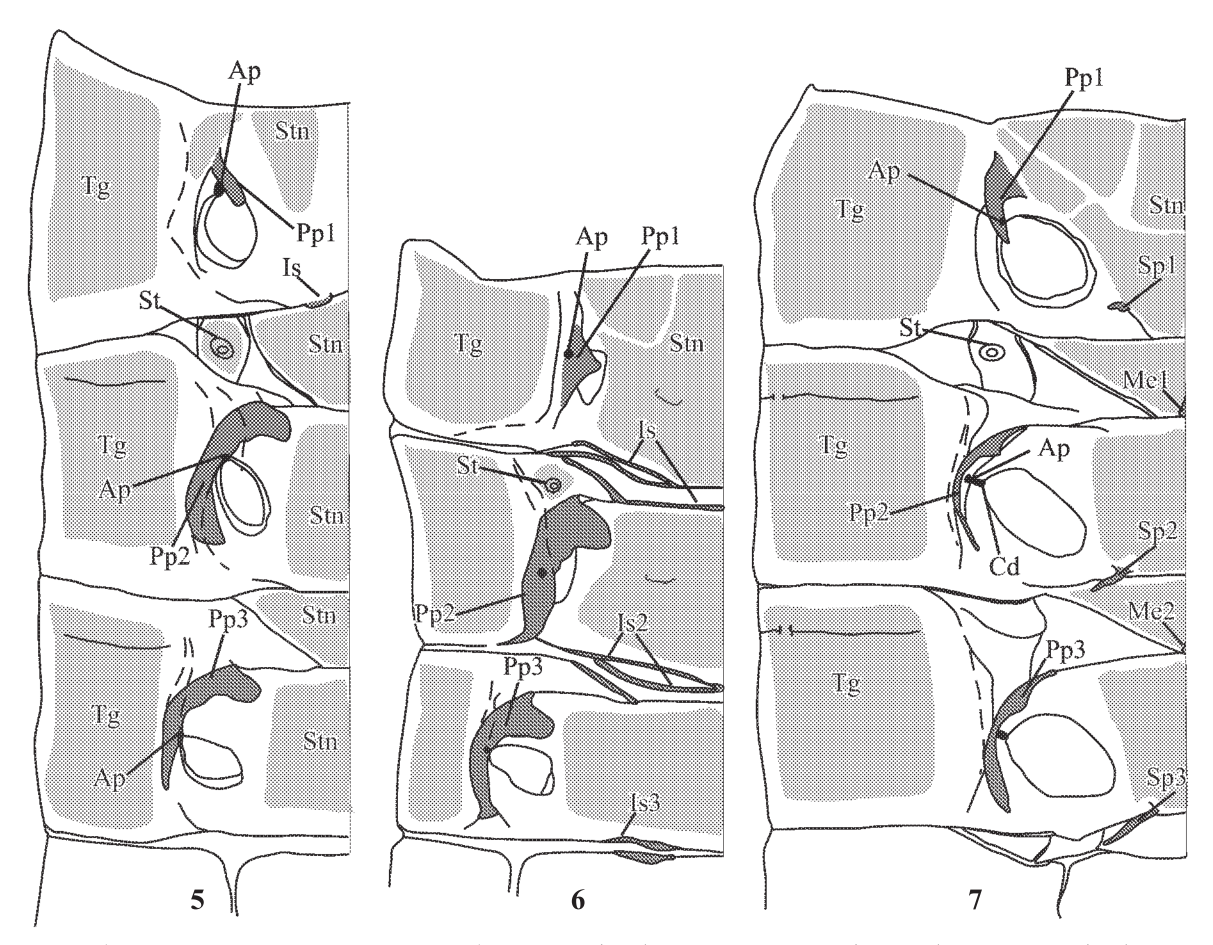


Рис. 5–7. Эндоскелет грудных сегментов: 5 — *Boros schneideri* Pz., 6 — *Cucujus haematodes* Er., 7 — *Pytho depressus* L. (пояснения в тексте).

Figs. 5–7. Endoskeleton of thoracal segments: 5 — *Boros schneideri* Pz., 6 — *Cucujus haematodes* Er., 7 — *Pytho depressus* L. (comments in text).

Эти черты, однако, не являются специфическими для *Pyrochroidae*. У личинок трех других семейств, также обитающих в подкорном пространстве и имеющих сходный габитус: *Boros schneideri*, *Cucujus haematodes* и *Pytho depressus*, обнаружен в общем сходный набор элементов эндоскелета, а такие структуры эндоскелета, как pp1–3 и плевральные аподемы (ap), вероятно присущи большинству семейств жесткокрылых.

Согласно современным представлениям все 4 семейства относятся к инфраотряду Cucujiformia подотряда Polyphaga (Crowson, 1981; Lawrence, Newton, 1995). В соответствии со взглядами Дж. Лоуренса и А. Ньютона (Lawrence, Newton, 1995) семейства Pyrochroidae, Boridae и Pythidae рассматриваются в рамках надсемейства Tenebrioidea, а семейство Cucujidae – в надсемействе Cucujoidea. Р. Кроусон относит все 4 семейства к надсемейству *Cucujoidea*, распределяя их по разным секциям: Cucujidae включаются в Clavicornia, а Pyrochroidae и Pythidae — в Heteromera. Дж. Уотт [Watt, 1987] считает семейства Pyrochroidae, Boridae и Pythidae близкородственными группами, тогда как Д. Поллок [Pollock, 1994] обособляет последнее.

Несмотря на разный уровень систематического родства, у изученных личинок обнаружены как существенные черты сходства, так и различия в строении эндоскелета.

Плевральный отросток переднегруди у Boridae и Pyrochroidae схож по форме и размерам, у Pythidae он в 2 раза короче и с заостренной вершиной и, наконец, у Cucujidae pp1 короткий, сильно расширен в основании и сужается к вершине.

Крупные плевральные отростки средне- и заднегруди, характерные для всех колеоптероидных личинок с развитыми ногами, заметно варьируют у изученных семейств и в форме и в размерах. Так, у Pythidae они короче и уже, у Boridae, Pyrochroidae и Cucujidae — длиннее и шире, с массивными выростами в передней части.

Более изменчивы межсегментные гребни (is), которые у Cucujidae развиты очень хорошо на всех грудных сегментах, у большинства Pyrochroidae (за исключением Pseudopyrochroa) и Boridae они имеются только на границе передне- и среднегруди, а у Pythidae — отсутствуют.

Наибольшей изменчивостью отличаются аподемы sp1–sp3, число и форма которых значительно

меняются на уровне семейств. Из исследованных личинок эти аподемы наблюдаются только у Pyrochroidae и Pythidae, причём у представителей этих семейств они сильно различаются по размерам и форме — у *Pytho depressus* они длиннее, шире и сильно сужаются к вершине. У Cucujidae и Boridae такие аподемы отсутствуют.

Наличие метэндостернита оказывается специфичным для отдельных видов в пределах семейств: он обнаружен у *Pytho depressus* и *Pseudopyrochroa vestiflua* и в обоих случаях имеет овальную форму.

Очевидно, что сходный способ локомоции может быть причиной образования одинаковых скелетных структур, поэтому значительное сходство эндоскелета изученных личинок не вызывает удивления. Наряду с этим специфическое строение скелета у Cucujidae по сравнению с Pyrochroidae является дополнительным свидетельством удаленного положения этих семейств в системе Coleoptera. Поэтому использование признаков эндоскелета при обсуждении вопросов систематики нуждается в их сравнительном анализе с привлечением дополнительного материала.

БЛАГОДАРНОСТИ. Выражаю искреннюю благодарность К.В. Макарову за ценные советы в ходе выполнения работы и при подготовке рукописи и А.В. Компанцеву за предоставленный материал.

Литература

Мамаев Б.М., Кривошеина Н.П., Потоцкая В.А. 1977. Определитель личинок хищных насекомых — энтомофагов стволовых вредителей. М. Наука. 392 с.

Мамаев Б.М., Потоцкая В.А. 1984. Новые данные о систематике и биологии личинок жуков-огнецветок фауны СССР (Coleoptera, Pyrochroidae) // Вестник академии наук, биологические науки. № 6. С.23–29.

Barlet J. 1992. L'endosquelette thoracique des insects. // Mem. Soc. roy. Belg. Ent. Vol.35. P.701–705.

Barlet J. 1992. Observations sur le thorax de larves de Cicindeles (Insectes, Coleopteres) // Bull. Soc. roy. Sci. Liege. Vol.61. No.5. P.339–349.

Grandi G. 1966. Introduzione allo studio dell'Entomologia. Edizione Calderini Bologna. 655 p.